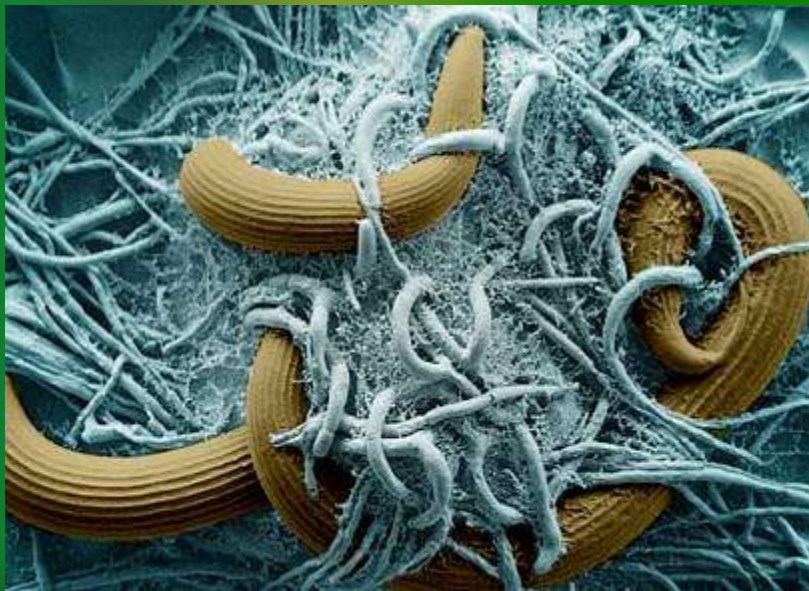


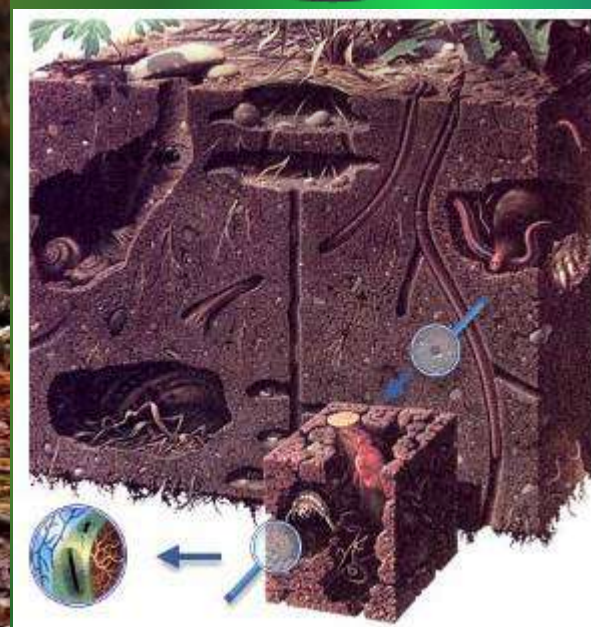
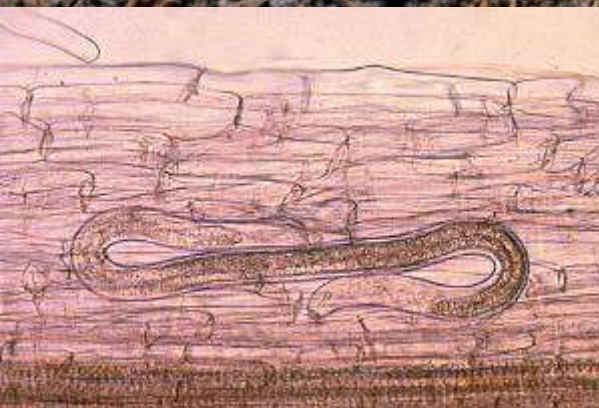
# ГРИБЫ И НЕМАТОДЫ: ХИЩНИКИ И ЖЕРТВЫ



Александрова А.В.  
Московский государственный  
университет имени М.В. Ломоносова

Москва 2015

# Нематоды и грибы развиваются в сходных местообитаниях и выполняют сходные функции



Корни растений

Почва

Разлагающиеся растительные остатки и древесина

# Нематоды

Тип Нематоды включает 3 класса, 31 отряд, 267 семейств, 2829 родов и 24 783 вида, а реальное разнообразие нематод оценивается в миллион видов (Hodda, 2011)

## Паразитические

На растениях

На животных

## Свободноживущие

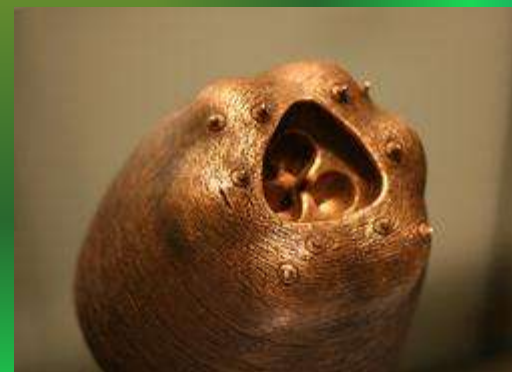
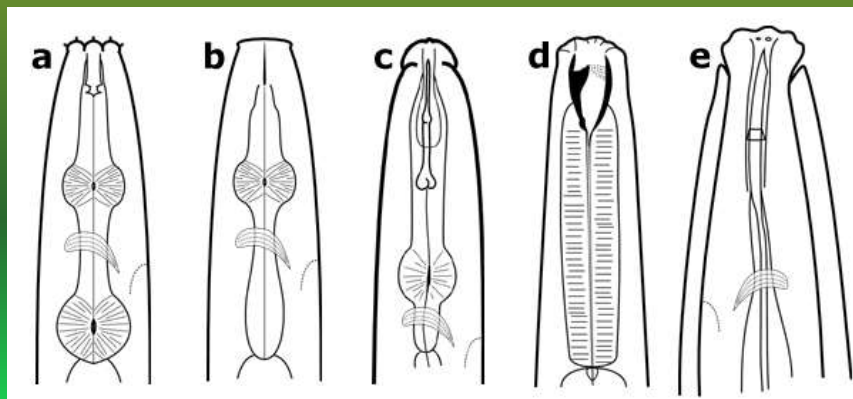
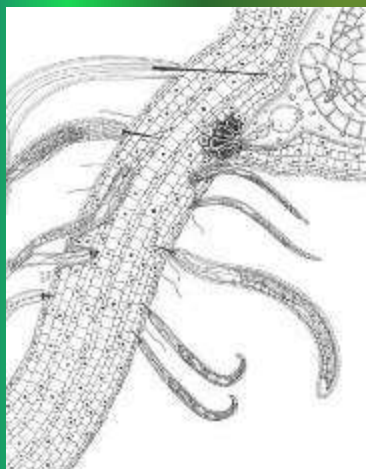
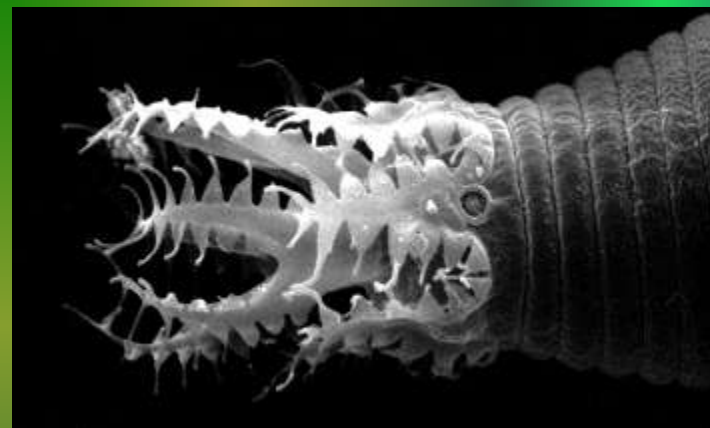
Бактериоядные

Грибоядные

Растительноядные

Хищные

Всеядные



(a) бактериоядные, (b) грибоядные, (c) растительноядные, (d) хищные, (e) всеядные (Ed Zaborski, University of Illinois).

# Грибы - жертвы нематод



## Механизмы защиты грибов

Пассивный уход (образование мало съедобных покоящихся стадий)

Химический метод борьбы (образование нематотоксинов)

Активное нападение (хищничество и паразитизм)

Нематода *Aphelenchus avenae*, поедающая гифы

*Coprinopsis cinerea* (S. Schmieder and C. Stanley, unpublished Copyright 2014, ETH Zürich <http://www.micro.biol.ethz.ch/research/aebi/kuenzler>)

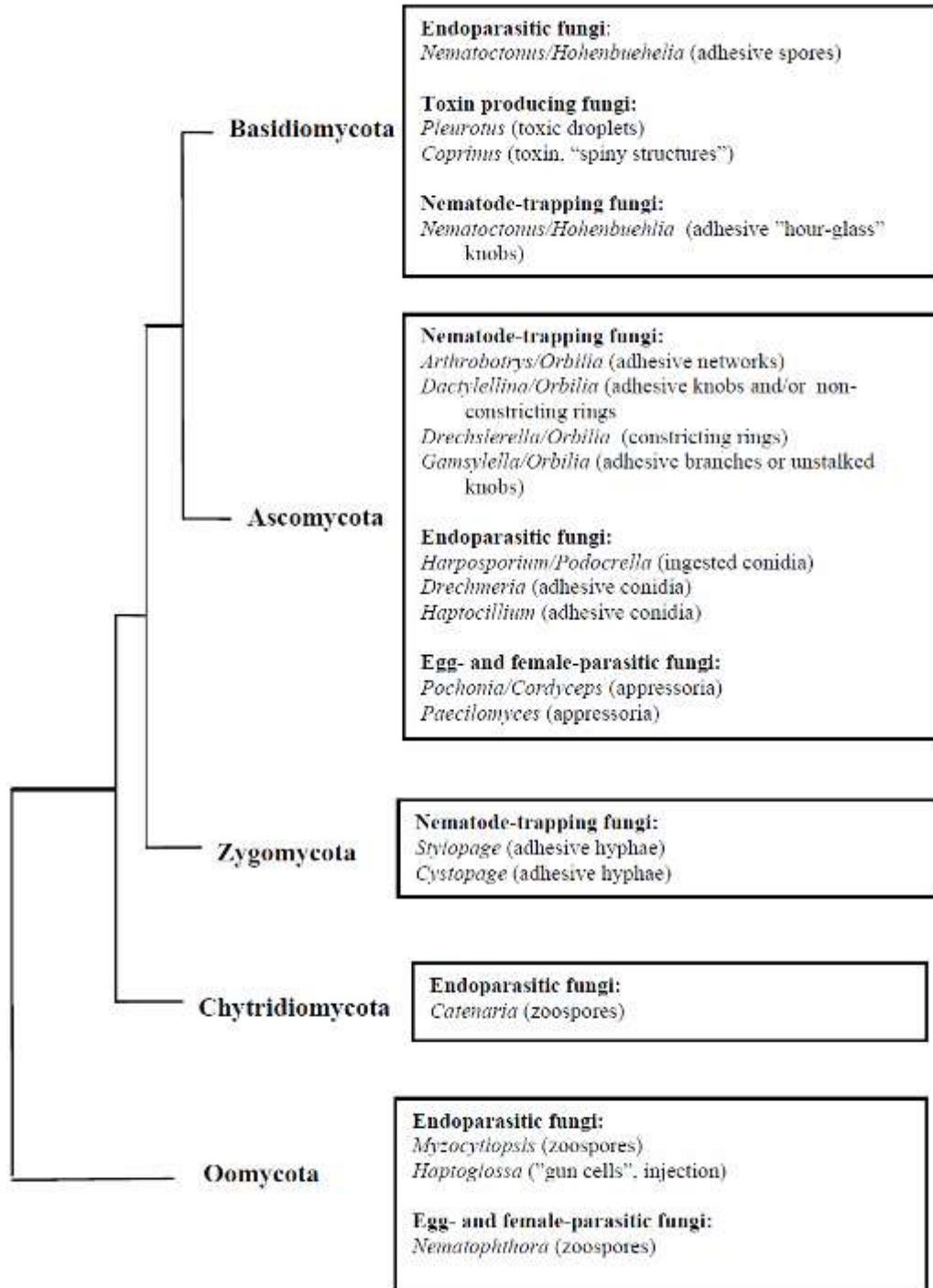
# Грибы, питающиеся нематодами

Для более чем 200 видов грибов, показана способность тем или иным способом убивать и использовать живых нематод. Среди них есть представители всех отделов грибов и грибоподобных организмов (*Chytridiomycota*, *Zygomycota*, *Ascomycota*, *Basidiomycota*, *Oomycota*)

По способу взаимодействия с нематодами выделяют:

- Паразиты на яйцах нематод (в основном факультативные)
- Эндопаразиты, заражающие посредством спор, поедаемых нематодами или приклеивающихся к кутикуле (в основном облигатные)
- Хищные, формирующие ловчие приспособления (нематоды используются как дополнительный источник азота в условиях его недостатка)
- Токсинообразующие (защита от нематод и дополнительный источник азота)

# Таксономическое положение грибов, поражающих нематод

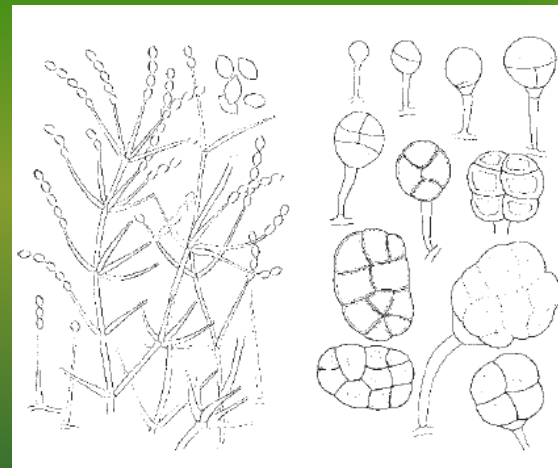
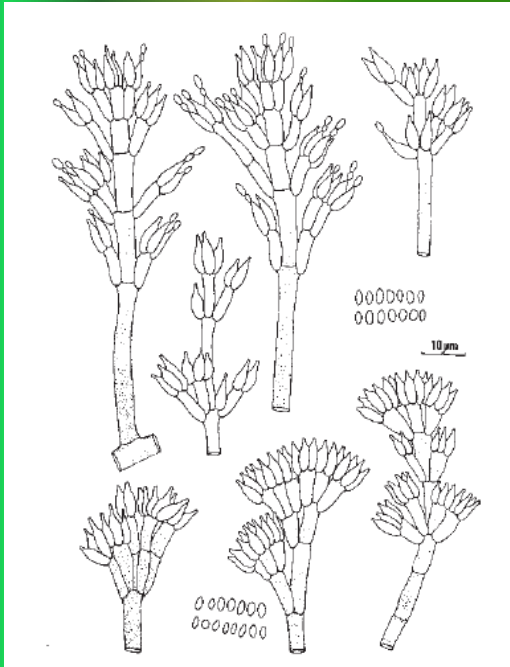


(Lopez-Llorca,  
Maciá-Vicente et al. 2008)

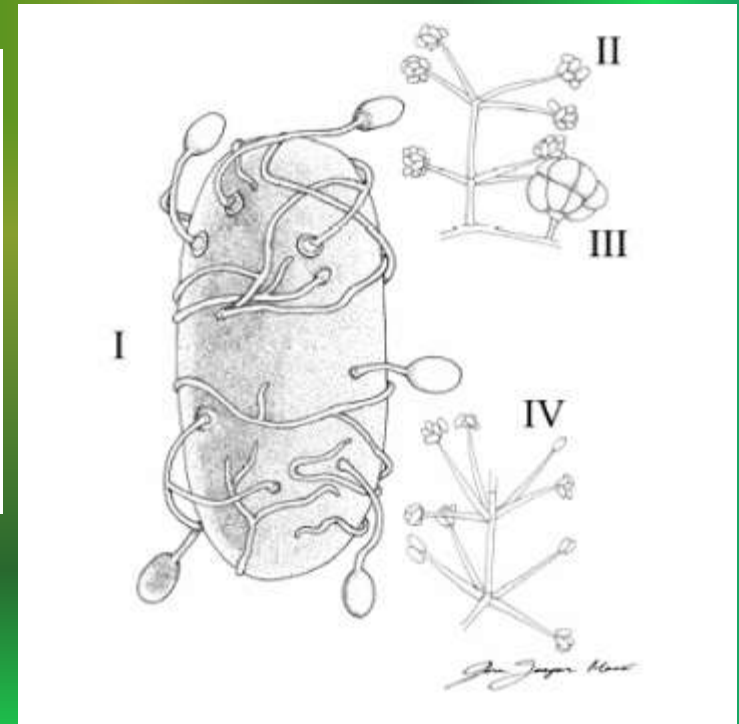
# Паразиты на яйцах нематод

Сапротрофные грибы и факультативные энтомопатогены, способные проникать через оболочку яйца.

Преимущественно из семейства Clavicipitaceae  
(Hypocreales, Ascomycota)



*Pochonia* sp.

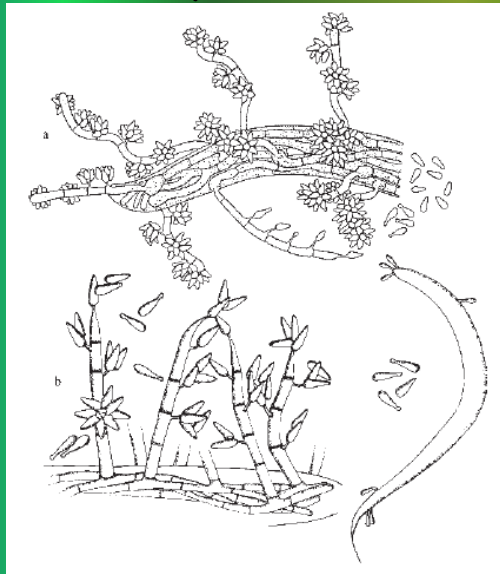


*Pochonia* sp.  
*Lecanicillium* sp.

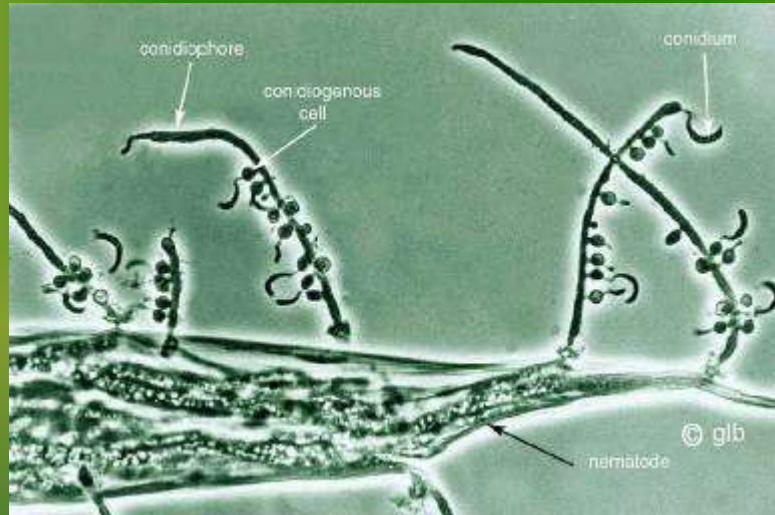
*Purpureocillium lilacinum* (Thom) Luangsa-ard,  
Houbraken, Hywel-Jones & Samson  
(=*Paecilomyces lilacinus* (Thom) Samson)

# Эндопаразиты

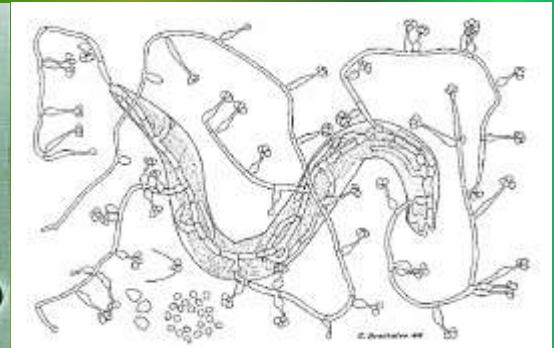
В основном облигатные патогены, заражение происходит спорами, поедаемыми нематодами или приклеивающимися к кутикуле. Преимущественно из семейства Clavicipitaceae (Hypocreales, Ascomycota)



*Drechmeria coniospora*  
(Drechsler) W. Gams & H.-B. Jansson



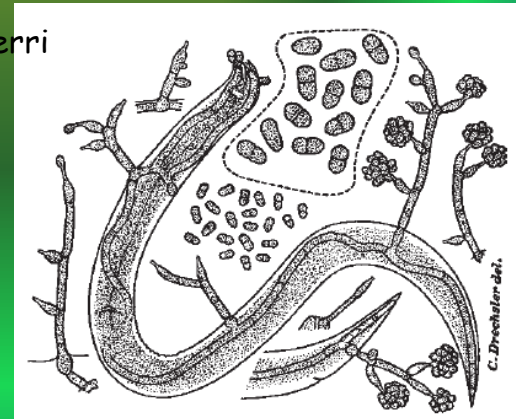
*Podocrella harposporifera* (Samuels) P. Chaverri & Samuels = *Harposporium anguillulae* Lohde



*Tolypocladium balanoides*  
(Drechsler) Bissett = *Haptocillium balanoides* (Drechsler) Zare & W. Gams



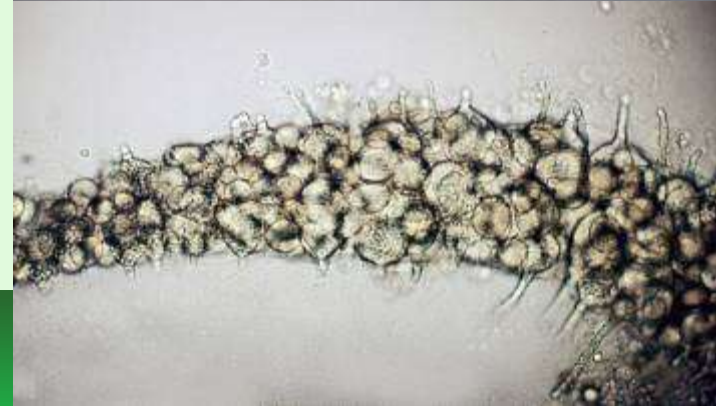
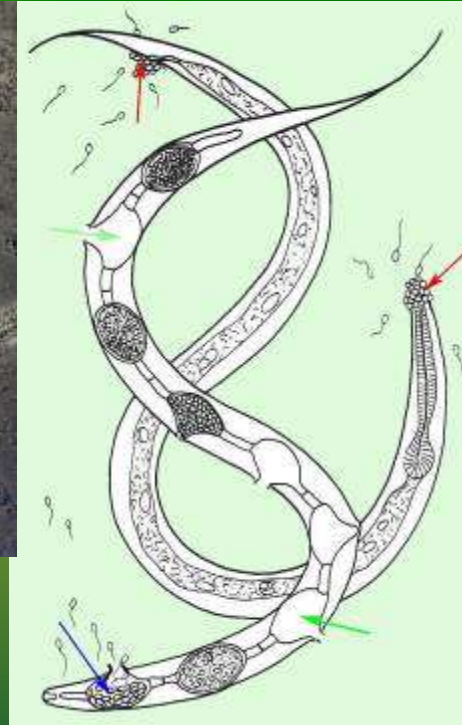
*Harposporium helicoides* Drechsler



*Cephalosporiopsis carnivora*  
Drechsler



# Chytridiomycota



*Catenaria anguillulae* Sorokin

# Токсинообразующие

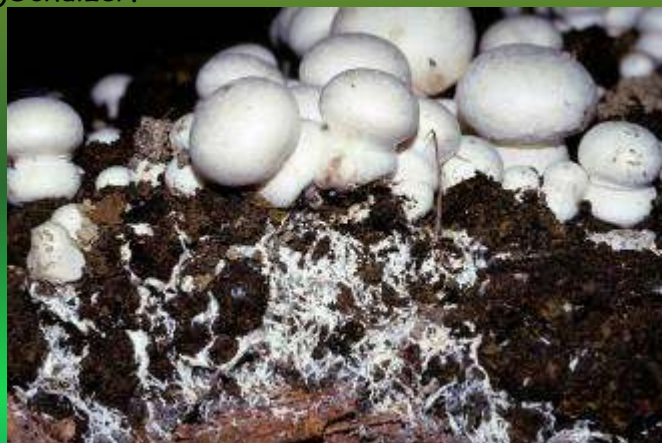
Базидиальные грибы (Р. Торн и Г. Баррон (Thorn, Barron, 1984) приводят список 27 видов), в основном дереворазрушающие и несколько гумусовых и подстилочных сапротрофов. Используют нематод как дополнительный источник азота в условиях его недостатка.



*Hohenbuehelia petaloides* (Bull.) Schulzer.

*Pleurotus ostreatus* (Jacq.) P. Kumm.

*Schizophyllum commune* Fr.



*Armillaria mellea* (Vahl) P. Kumm.

*Agaricus bisporus* (J.E. Lange) Imbach

*Coprinus lagopus* (Fr.) Fr.

# Приспособления базидиальных грибов для отлова нематод



*Peniophorella* sp. токсичные липкие головки (стеφανоцисты)



*Nematoctonus/Hohenbuehelia*  
Липкие головки «конский глаз»

*Conocybe apala* (Fr.) Arnolds  
(= *Conocybe lactea* (J.E. Lange) Métrod)  
токсичные «капли»

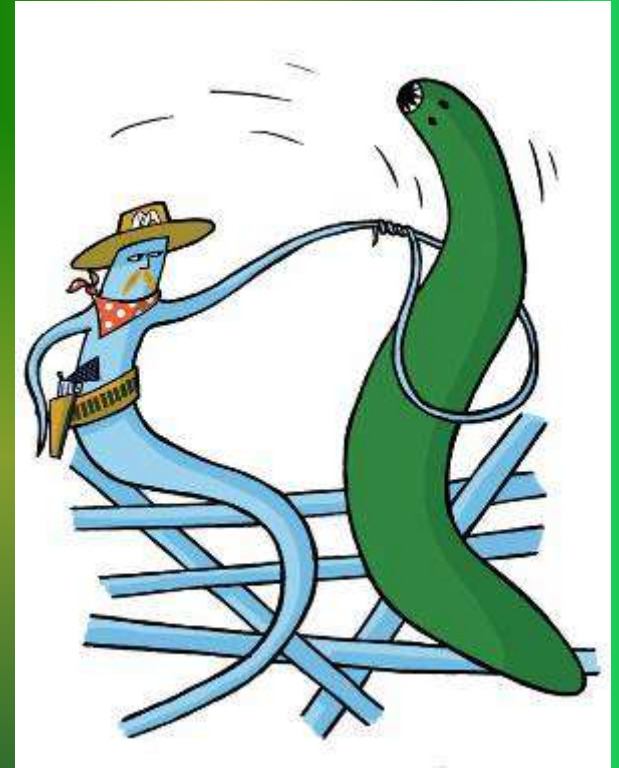
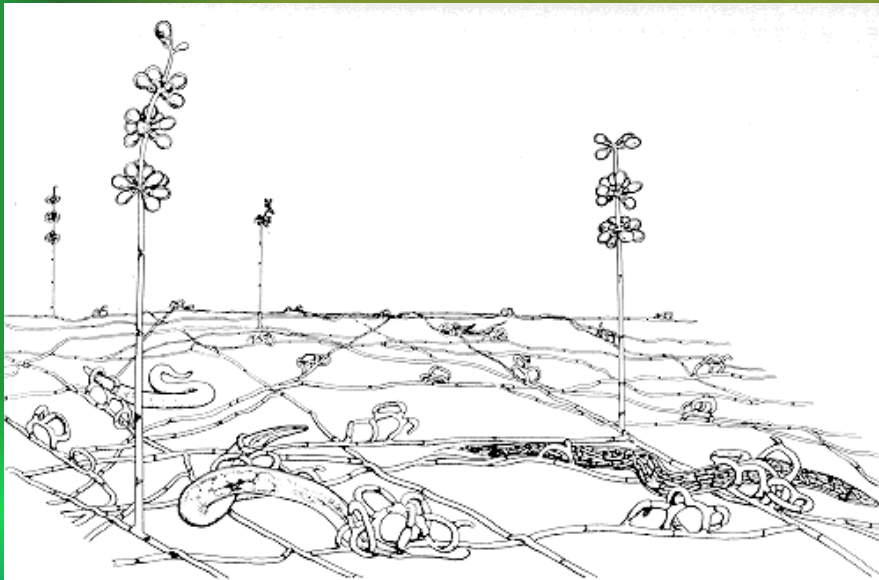
*Pleurotus ostreatus*  
(Jacq.) P. Kumm.

# Хищные грибы

Сапротрофные грибы в почве, на растительных остатках и древесине, используют нематод как дополнительный источник азота в условиях его недостатка.

Виды из различных таксономических групп *Zygomycota*, *Ascomycota*, *Basidiomycota*.

Отлавливают нематод при помощи специальных приспособлений.



<http://www.sgm.ac.uk/all-microsite-sections/microbiology-today/index.cfm/article/3E9C6B1C-8FFA-4E96-9EB93EA1D7369D59/external/1>

# Ловчие приспособления

Липкие гифы  
Липкие головки на ножке  
Несжимающиеся кольца  
Липкие веточки и  
сидячие головки  
Ловчие сети  
Сжимающиеся кольца

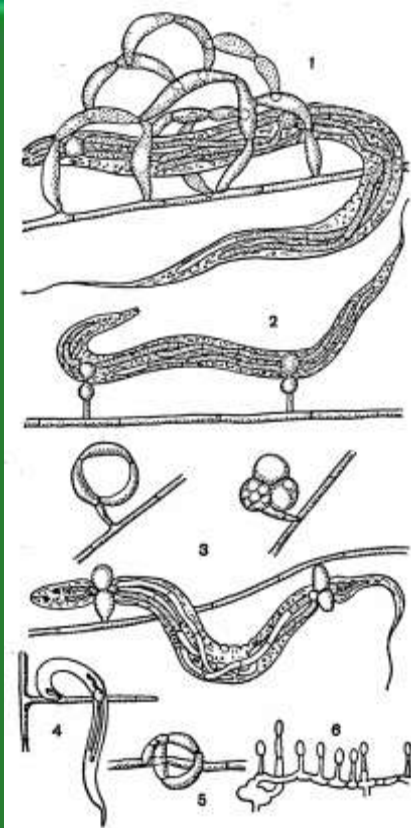
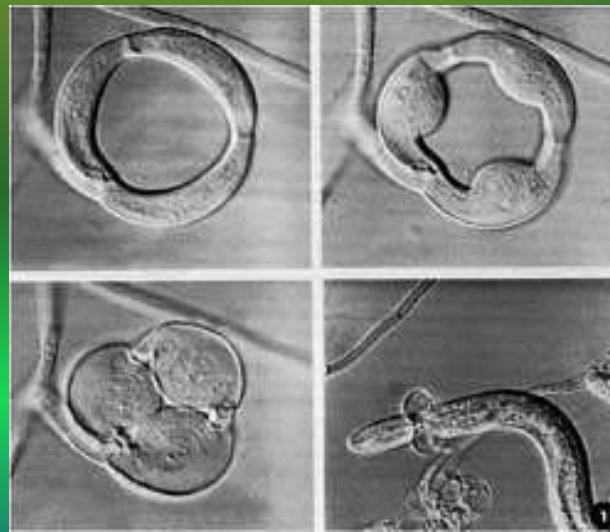
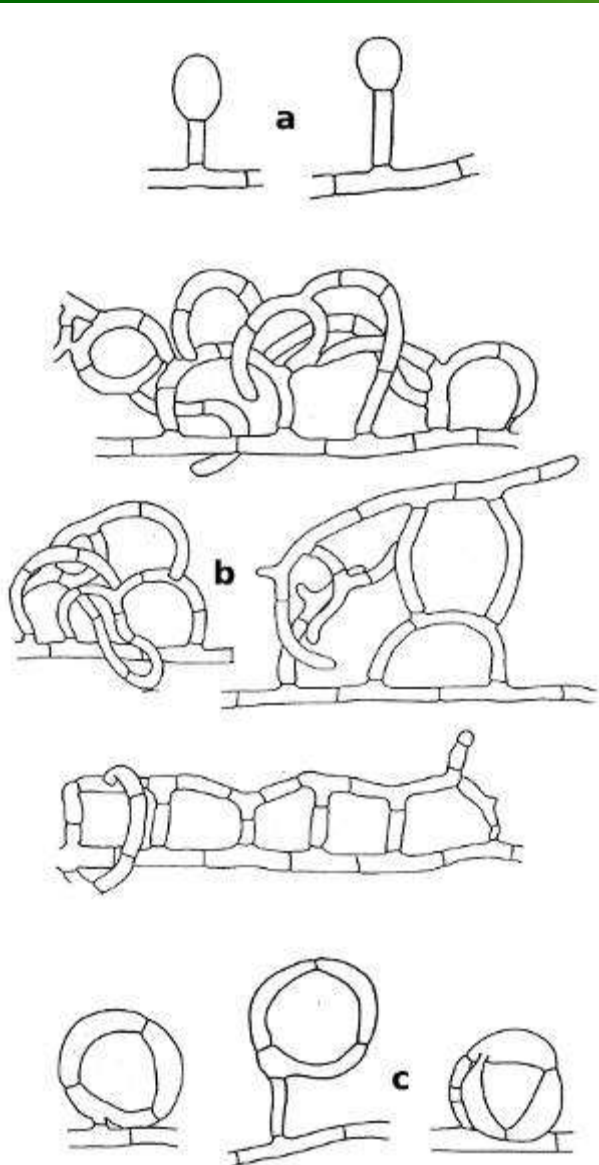
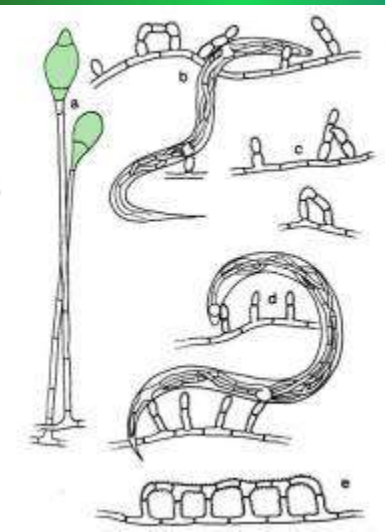
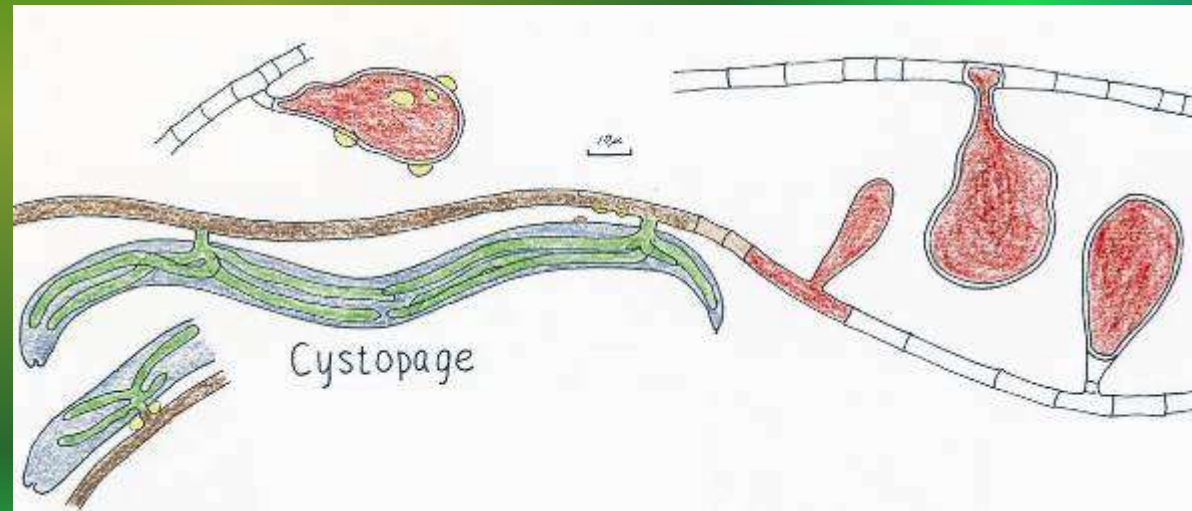
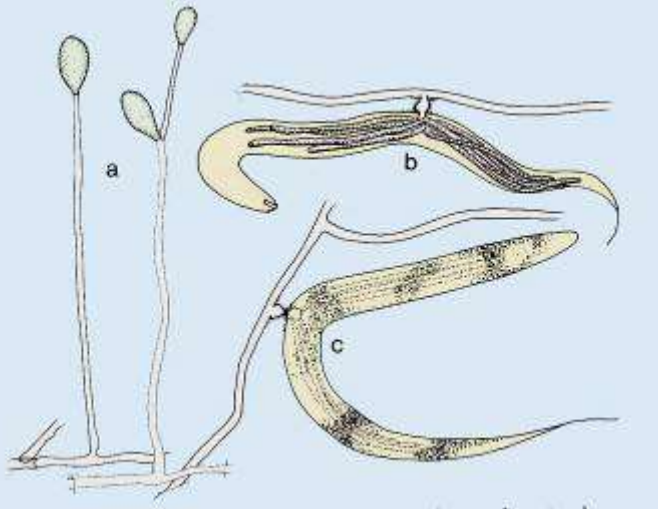


Рис. 247. Типы ловушек шляпочных грибов:  
1 — липкие трехчленные сети; 2, 3 — липкие головки; 2 — сжимающиеся кольца; 4 — липкие выросты гиф; 5 — несжимающиеся кольца; 6 — липкие веточки и сидячие головки.



# Хищные Zygomycota

Zoosporales, Zoosporangiotina  
Липкие гифы



Stylopaga hadra Drechsler

Cystopaga lateralis Drechsler

# Хищные Ascomycota

Orbiliaceae (Orbiliales, Orbiliomycetes)

96 видов из трех  
анаморфных родов

Arthrobotrys (53 видов)  
Dactylellina (28 видов)  
Drechslerella (14 видов)

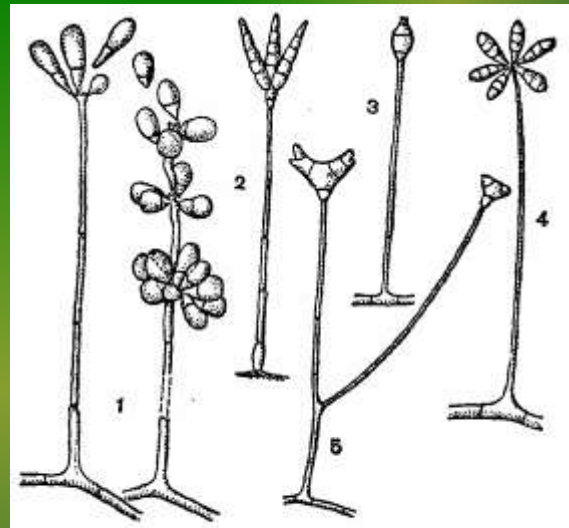
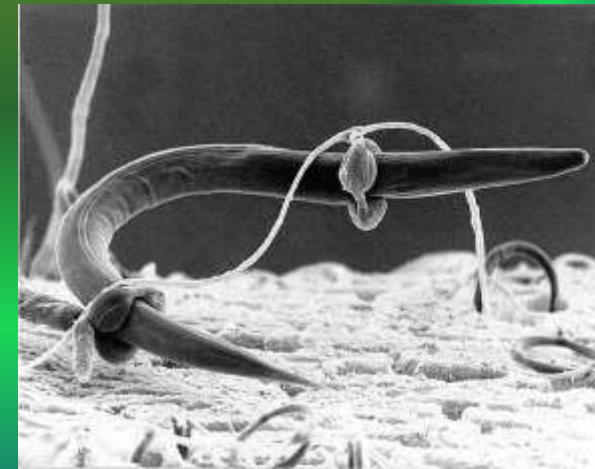
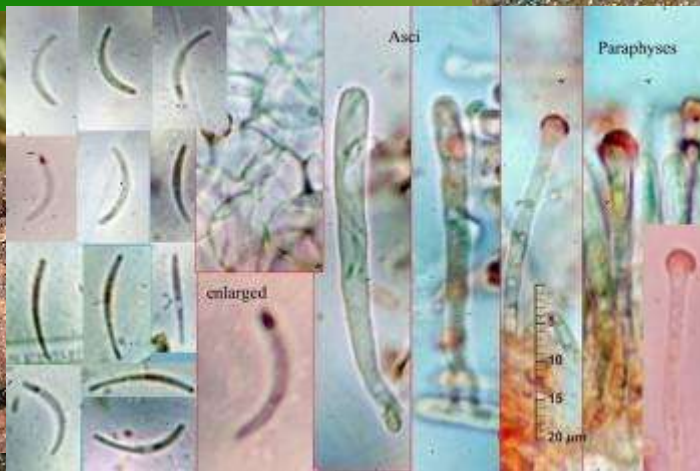


Рис. 246. Конидиальные спорангии хищных грибов:  
1 — аррботриис (Arthrobotrys); 2 — тридентария (Tridentaria);  
3 — монакроспориум (Monacrosporium); 4 — дактиллария (Dactylellaria); 5 — трипоспорина (Triposporina).



# Телеоморфа

*Orbilia* spp.





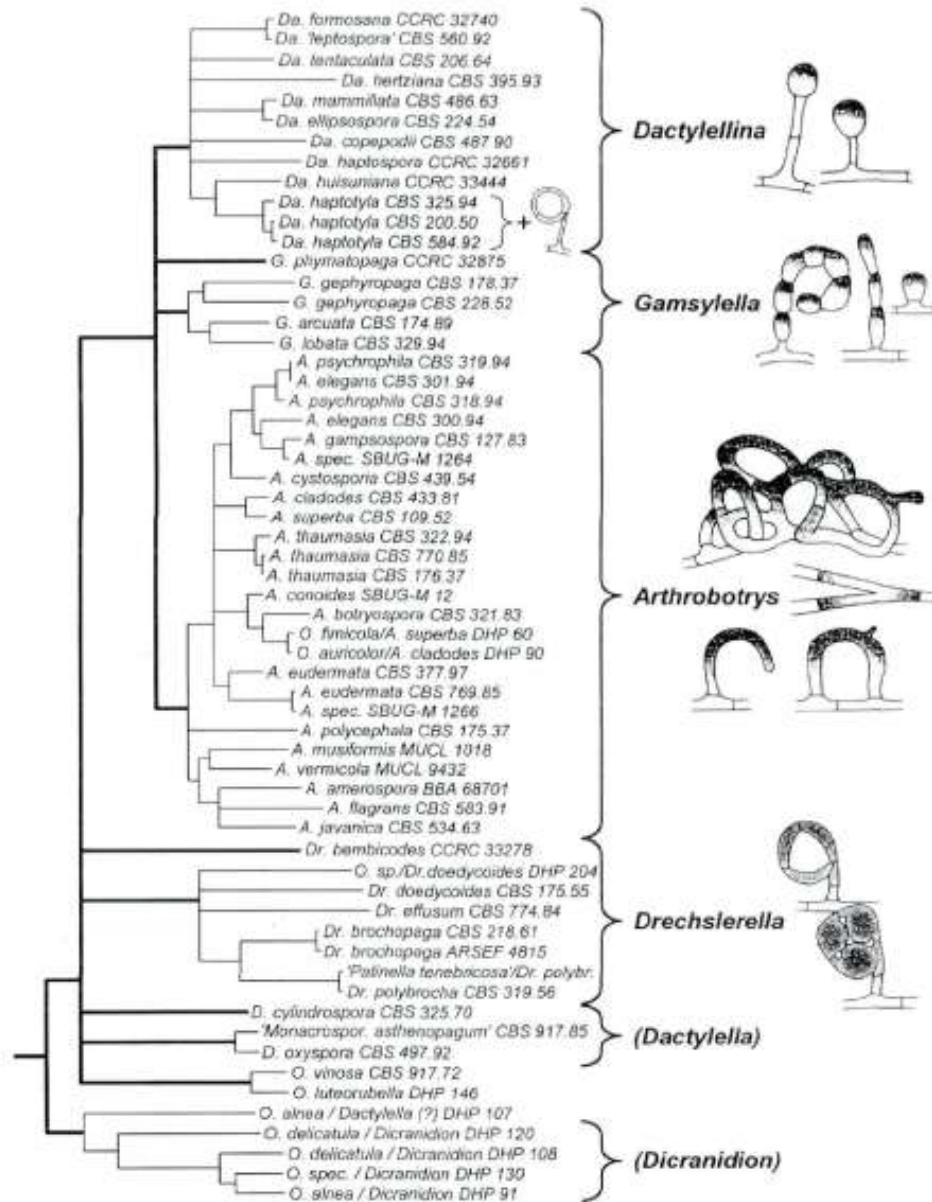


Fig. 2. – Phylogram based on the bootstrapped neighbor-joining analyses of Hagedorn & Scholler (1999); branches with bootstrap probabilities < 75% are collapsed. See Hagedorn & Scholler (1999) for bootstrap values and outgroup rooting.

Критерии  
выделения родов

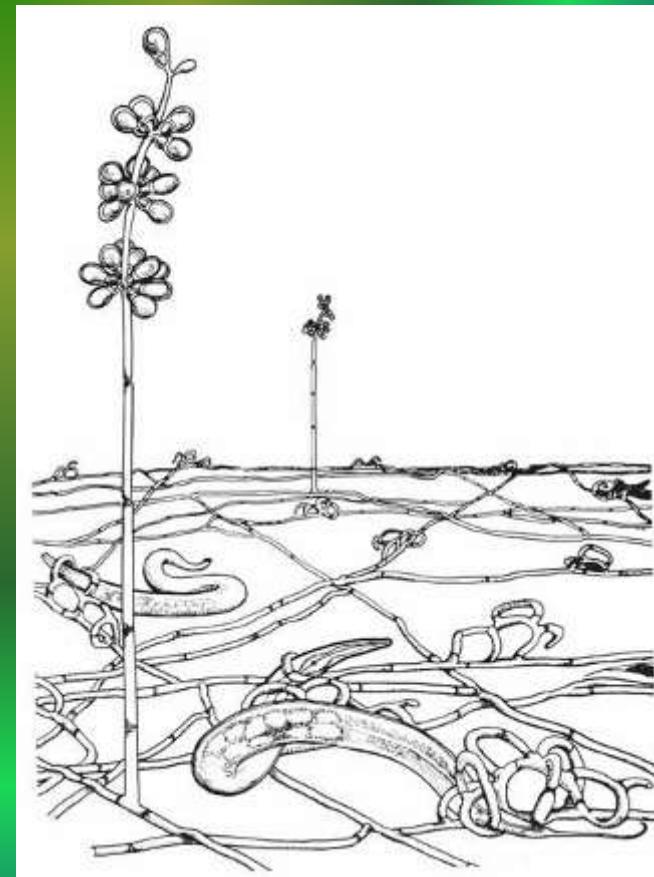
1 – морфология  
спороношения  
(не работает)

2 – структура  
ловчих  
приспособлений

Scholler et al. (1999). "A reevaluation of predatory orbiliaceous fungi. II. A new generic concept." *Sydowia* 51(1): 89-113.

# Стадии взаимодействия с жертвой

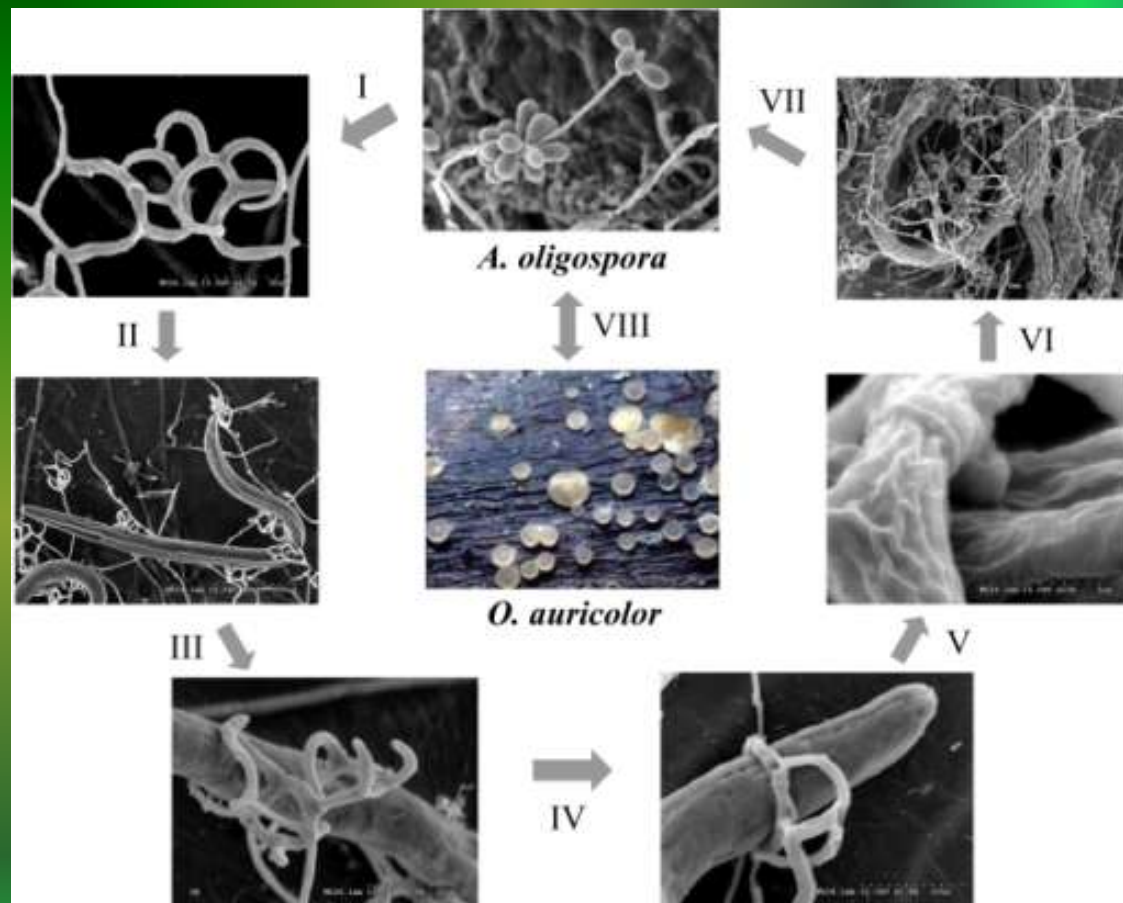
- Привлечение нематод (преимущественно грибоядных)
- Обездвиживание и адгезия (токсины и лектины)
- Проникновение через кутикулу (аппрессории и ферменты)
- Переваривание (ферменты: протеазы, липазы и хитиназы)



# Условия формирования ловчих приспособлений

1 - Присутствие нематод или следов их жизнедеятельности

2 - Недостаток питания (азота)



Сапротрофная и паразитическая стадии хищного гриба *Arthrobotrys oligospora*. Жизненный цикл включает три стадии: сапротрофная (VII), стадия распространения мицелия и паразитическая. Паразитическая может быть подразделена на шесть шагов: I. Формирование ловушек; II. Привлечение жертв; III. Адгезию; IV. Захват; V, Проникновение и обездвиживание; VI. Переваривание и поглощение питательных веществ (Yang et al. 2011)

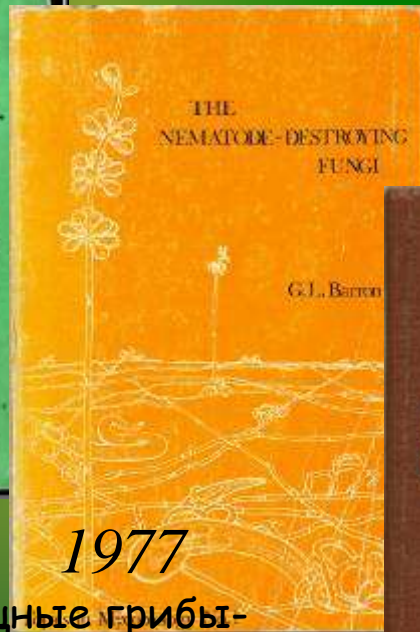
# Коэволюция хищных грибов и грибоядных нематод

- Хищные грибы и нематоды развиваются в «сапробиотических очагах» разложения растительных остатков (избыток углерода и недостаток азота)
- Формируют ловчие приспособления при недостатке питания
- Хищные грибы наиболее эффективно привлекают и отлавливают именно грибоядных нематод

# История изучения хищных грибов



1959

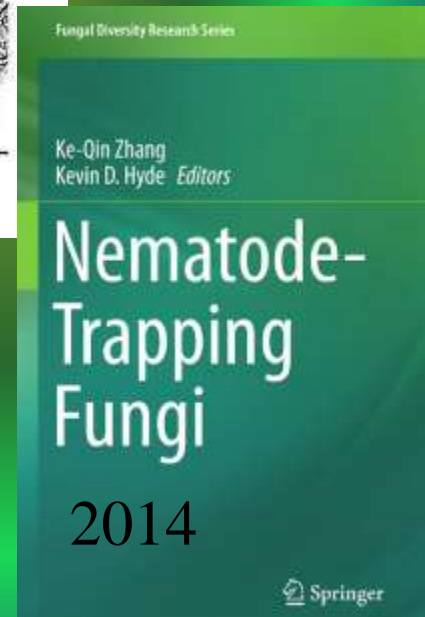


1977

Сопрунов Ф.Ф. Хищные грибы-гифомицеты и их применение в борьбе с патогенными нематодами. Ашхабад: Изд-во академии наук Туркменской ССР. 1958. 367 с.



1979



Мигунова В.Д. Биоценотические основы регуляции популяций фитопаразитических нематод. Диссертация д.б.н. Москва - 2011

# Применение в биометодe

## Паразиты растений

Препараты для  
внесения в грунт  
(эффективны только  
в больших дозах  
в теплицах)

## Паразиты животных

Препараты для  
внесения в корма,  
для обработки пастбищ  
(эффективность не  
доказана)

Препараты применяются в условиях  
не естественных для хищных грибов

# Перспективы изучения

- Изучение генетических механизмов регуляции вирулентности
- Получение модифицированных штаммов с повышенной вирулентностью
- Работа с облигатными патогенами нематод, разработка методов их культивирования

# литература

- Борисов Б.А. (1999) Экологически безопасная защита тепличных растений от галловых нематод: краткий очерк проблемы. *Аграрная Россия*. № 3(4). 35-42.
- Мехтиева Н.А. (1979) Хищные нематофаговые грибы-гифомицеты. Баку: Изд-во Элм. 243 с.
- Мигунова В.Д., Шестеперов А.А. (2007) Природные враги фитогельминтов и основы разработки биологических средств защиты растений от гельминтозов. *Российский паразитологический журнал*. № 1. С. 78-86.
- Сопрунов Ф.Ф. (1958) Хищные грибы-гифомицеты и их применение в борьбе с патогенными нематодами. Ашхабад: Изд-во АН Туркменской ССР. 367 с.
- Теплякова Т.В. (1999) Биологические аспекты изучения и использования хищных грибов-гифомицетов. Новосибирск. 252 с.
- Barron, G. L. (1977). *The nematode-destroying fungi*, Canadian Biological Publications Ltd.
- Barron, G. L. (2003). *Predatory fungi, wood decay, and the carbon cycle*. *Biodiversity* 4(1): 3-9.
- Bordallo, J. J., L. V. Lopez-Llorca, et al. (2002). *Colonization of plant roots by egg-parasitic and nematode-trapping fungi*. *New Phytologist* 154(2): 491-499.
- Dackman, C., H.-B. Jansson, et al. (1992). *Nematophagous fungi and their activities in soil*. *Soil biochemistry* 7: 95-130.
- Gray, N. F. (1983). *Ecology of nematophagous fungi: distribution and habitat*. *Annals of Applied Biology*. 102(3): 501-509.



# литература

- Hagedorn, G. and E. Scholler (1999). A reevaluation of predatory orbiliaceous fungi. I. Phylogenetic analysis using rDNA sequence data. *Sydowia* 51(1): 27- 88.
- Jaffee, B. A. (2004). Wood, nematodes, and the nematode-trapping fungus *Arthrobotrys oligospora*. *Soil Biology and Biochemistry* 36(7): 1171-1178.
- Lopez-Llorca, L. V., J. G. Maciá-Vicente, et al. (2008). Mode of Action and Interactions of Nematophagous Fungi. *Integrated Management and Biocontrol of Vegetable and Grain Crops Nematodes*. A. Ciancio and K. G. Mukerji, Springer Netherlands. 2: 51-76.
- Mankau, R. (1980). Biocontrol: fungi as nematode control agents. *Journal of nematology* 12(4): 244.
- Nordbring-Hertz, B., H.-B. Jansson, et al. (2001). *Nematophagous Fungi*. eLS, John Wiley & Sons, Ltd.
- Scholler, M., G. Hagedorn, et al. (1999). A reevaluation of predatory orbiliaceous fungi. II. A new generic concept. *Sydowia* 51(1): 89-113.
- Siddiqui, Z. A. and I. Mahmood (1996). Biological control of plant parasitic nematodes by fungi: A review. *Bioresource Technology* 58(3): 229-239.
- Swe, A., J. Li, et al. (2011). Nematode-trapping fungi. *Current Research in Environmental & Applied Mycology* 1(1): 1-26.
- Thorn R. Barron G. (1984). Carnivorous mushrooms. *Science* 224(4644): 76-78.
- Yang, E., L. Xu, et al. (2012). Origin and evolution of carnivorism in the Ascomycota (fungi). *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109(27): 10960-10965.
- Zhang, K. Q., Hyde, K. D. (Eds.). (2014). *Nematode-trapping Fungi*. *Fungal diversity research series (Vol. 23)*. Springer Science & Business. 392 p.